稻作病害研討會專刊 103～116(1991)

水稻皺縮矮化病與稗草皺縮矮化病

Rice ragged stunt and Echinochloa ragged stunt diseases

陳 慶 忠 *

Ching-Chung Chen

一、前　　言------------------ 103
二、發生概況------------------ 104
三、病徵及寄主植物------------- 105
四、傳　　播------------------ 105
五、病毒性質------------------ 106
六、電子顯微鏡觀察------------- 110
七、結　　語------------------ 112
八、參考文獻------------------ 113

一、前　　言

病毒 Reoviridae 科包括發生於脊椎溫血動物及昆蟲之 reovirus 各系統(strains)及 plant reo-like viruses 。國際病毒分類委員會(International Committee on Taxonomy of Viruses ，ICTV) 將 Reoviridae 分類成六個屬(genera)[12,23] 。plant reoviruses 被分類在第四、五屬。其特性爲病毒粒子具雙層核蛋白的對稱 20 面體，直徑約65-70nm, 遺傳基因組含10-12條雙股核醣核酸(double stranded ribonucleic acid , dsRNA)，經同翅目飛蝨或浮塵子類以持續性方式媒介傳播。ICTV 將 plant reoviruses 分成二屬，亦有將之稱爲亞群(subgroup)者，即 phytoreovirus genus：代表病毒爲 wound tumor virus，包括 rice dwarf virus, rice gall dwarf virus。主要特性(1)病毒球形，直徑約 70nm，由雙層核蛋白組成(2)具12條 dsRNA 基因段(3)由浮塵子類媒介傳播。(4)病毒間無血清類緣關係。另一屬爲 fijivirus genus：代表病毒爲 fiji disease virus，主要特性(1)病毒球形，直徑約 71 nm，由雙層核蛋白組成，具棒狀突起(spikes)(2)遺傳基因組具10條 dsRNA 基因段(3)寄主植物局限禾本科植物(4)經飛蝨類媒介傳播。Milne and Luisoni [28]根據血清免疫反應特性，再將此一屬的病毒分成三個血清群(serological groups)：

*臺中區農業改良場 副研究員兼作物環境課課長。

Group 1. cereal tillering disease, maize rough dwarf, pangola stunt, rice black-streaked dwarf

Growp 2. sugarcane fiji disease

Group 3. arrhenatherum blue dwarf, Lolium enation, oat sterile dwarf

晚近在東南亞發生之水稻皺縮矮化病(rice ragged stunt, RRS)之昆蟲傳播型式，寄主範圍，病徵，遺傳基因段數目等特性均與 plant reovirus 第二屬(fijivirus)相似。 Boccardo and Milne[8]根據 RRSV 蛋白外鞘構造及核酸基因段大小與第二屬不同，建議將 RRSV 另外成立第三屬。有關第三屬的分類依據，本文就迄今累積的研究資料提出綜合討論。晚近在臺灣水稻田稗草發現一種新的 Plant reovirus，該病毒在田間以稗草為主要自然寄主， 且病徵與水稻皺縮矮化病酷似，仍稱之為稗草皺縮矮化病 (Echinochloa ragged stunt，ERS) [2,4]。由於此一新病毒亦能感染水稻，因此 RRSV 與 ERSV 兩種病毒性質上的差異，將是本文討論的重點。

二、發生概況

水稻皺縮矮化病於 1976 年首先在印尼西爪哇發現[18]，1977年在菲律賓民答那亦有發生的報告[20,21]，隨後在東南亞其他國家、中國大陸、日本等國家亦均有發生記錄[13,15,16,25,30]。臺灣於1978年10月首次在嘉義發現，臺中縣石岡、東勢、臺中市、南投縣名間、苗栗縣卓蘭等地第二期作稻田均見有零星病株發生，但並未對水稻生產構成實質的威脅[3,5]。RRSV 印尼話為 kerdil hampa 即空穗或穀粒變色之意[18]。在菲律賓，Ling et al.[21] 根據被害稻株呈現矮化、皺縮、葉尖捲曲等徵狀，命名為 rice ragged stunt。中文名稱"皺縮矮化病"由周廷光等起用[1]。

稗草皺縮矮化病最早於 1979 年10月在臺中縣東勢鎮明正里第二期作稻田中發現水稗 (*Echinochloa crus-galli* Beaur. Var. *oryzicola* ohwi) 上出現酷似水稻皺縮矮化病病徵之異常植株。起初以為稗草上的病徵係感染 RRSV 的結果，但以褐飛蝨 (*Nilaparvata lugens* Stal)行傳播試驗並未成功，隨後再以水稻田常見六種同翅目昆蟲行傳播試驗，證實該一新發現病害能經由擬白背飛蝨(*Sogatella vibix*(Haupt)) 媒介傳播[2,9]。ERS 除東勢地區外，臺中縣石岡及臺中市部份水稻田稗草亦見有發生分佈[2]。目前在本省以外之國家或地區並未有 ERS 的發生報告，臺中區農業改良場網室內

擬白背飛蝨之學名更動[6]：

Sogatella vibix (Haupt).

Sogatella longifurcifera Fennah, 1956, Bull. Ent. Res 54: 53.

Sogatella vibix Asehe & Wilson, 1990, Syst, Ent. 15:22.

利用昆蟲傳播方式經年保存病株以供研究的需要。

三、病徵及寄主植物

水稻皺縮矮化病

病徵：水稻苗期接種，主要徵狀爲植株矮化，罹病葉片變短，葉色較健全者濃綠且質地易碎。葉面凸凹起伏呈皺縮不平狀，葉緣缺刻，葉尖端多呈螺旋狀捲曲，新葉展開受到抑制或呈畸型。成長之病株常於基節分蘗並自節上長出鬚根。臺中在來一號及部份和稻品種病葉沿葉片或稻莖可見長約 0.2～0.5 公分之白色條形瘻狀突起。罹病株穗形變小或畸型，多爲不稔粒，穀殼呈黑褐色。在稉稻上表現之矮化、皺縮等現象以發病初期較爲明顯，接種後 50-60 天的病株，除葉色較正常株濃綠，植株略較正常株矮化外，其餘徵狀均似恢復現象[3]。

寄主植物：除水稻以外，RRSV 之自然寄主植物尙包括兩種野生稻 *Oryza latifolia*，*O. nivara*[21]。以帶毒媒介昆蟲接種能使15 種野生稻、玉米、大麥、小麥、黑麥、燕麥及小米感染 RRSV[15,16]。

稗草皺縮矮化病

病徵：稗草發病主要徵狀爲植株矮化、分蘗數增加（春、冬季）葉色濃綠並沿葉脈產生白色條狀突起。靠近葉緣之葉面呈凸凹不平的皺縮現象，沿葉緣產生鋸齒狀缺刻，葉尖呈螺旋狀扭曲。一般稗草皺縮矮化病發生在稗草上之徵狀雖與水稻皺縮矮化病在水稻上相類似，但前者顯現之徵狀要較嚴重且明顯[2,9]。

寄主植物：除稗草外，小米、小麥亦爲其自然寄主外。利用帶毒蟲接種而能發病之寄主植物尙包括黑麥草、水稻、龍爪稷、白茅、野稗及玉米[2,9]。以 ERSV 帶毒媒介昆蟲 *S. vibix* 接種水稻罹病之機率極低，一旦感染後罹病株亦呈現矮化、濃綠、皺縮、葉緣缺刻等徵狀，但與水稻感染 RRSV 略有區別，前者葉色鮮綠色，而後者呈濃綠略帶暗色，其餘的徵狀仍以水稻感染 ERSV 所表現之病徵較爲嚴重。

四、傳　　　播

水稻皺縮矮化病

褐飛蝨（*N. lugens*）傳播 RRSV 之最短獲毒取食病株時間爲 2小時，於15～35℃均可獲毒，獲毒蟲率隨取食時溫度升高而增高，但在高溫(35℃)情況下蟲體死亡率高。病毒在蟲體內之潛伏期爲 7.6天(5～14天)，帶毒蟲最短接種時間爲 1小時。吸毒後之蟲群平均傳病率爲 21%，若蟲比成蟲獲毒效率高且潛伏期較成蟲短。媒介蟲一旦

獲毒，經潛伏期開始傳病即能保毒至蟲體死亡止，但其間呈間隙性傳毒(intermittent)[3]。三種褐飛蝨之生理小種(biotypes) 均能傳播 RRSV，且傳病型式相近似[21]，除褐飛蝨外，*N. bakeri* 亦經證實能傳播 RRSV [16]。但 RRSV 不能經褐飛蝨卵傳播，亦不經機械或種子傳播[3]。

稗草皺縮矮化病

擬白背飛蝨 (*Sogatella vibix*)爲已知唯一能傳播 ERSV 之媒介昆蟲。在病株上最短獲毒吸食時間爲 2小時，在15～35 ℃下均能獲毒傳病，但以 25℃獲毒蟲率最高，在 15，30 及 35℃時供試蟲死亡率高。不同蟲群吸食病株後之平均傳病蟲率爲 22.7%。病毒在蟲體內之潛伏期爲 9.25天(6～17天)，媒介昆蟲一旦獲毒經潛伏期即能保毒至蟲體死亡止，其間呈間隙性傳毒。ERSV不經媒介昆蟲卵傳播，但以粗汁液注射稗草苗葉主脈或注射媒介昆蟲腹部，分別能使 5%供試稗草發病及32～57%供試注射蟲獲毒傳病[2,9]。

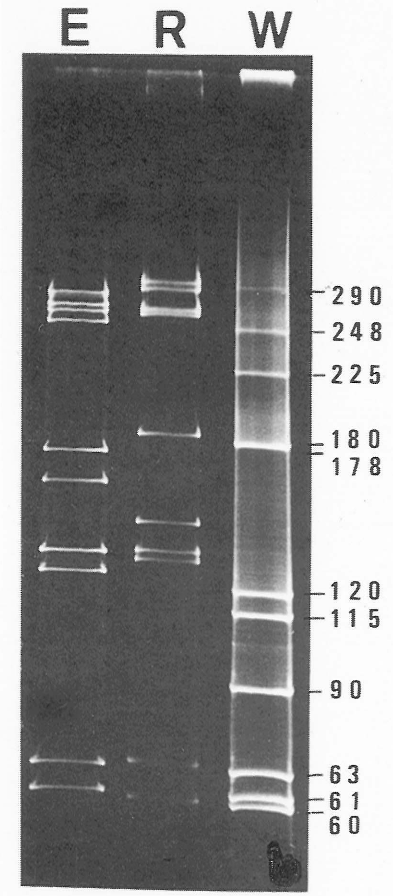
五、病毒性質

核　酸

利用 Acridine orange 染色，水解酵素 (RNase) 或甲醛處理結果均顯示 RRSV 及 ERSV 之核酸與 phytoreoviruses, fijiviruses 性質相似爲雙股核糖核酸(dsRNA)[2]。利用板狀凝膠電泳法 (polyacrylamide slab gel electrophoresis)以 wound tumor virus 之核酸爲標誌 (marker)均分析到10條遺傳基因段(圖一)，估算之 ERSV 核酸分子量爲 17.89×10^6 daltons，RRSV 爲18.15×10^6 daltons[2,11]。各基因段之分子量列如表一。圖二比較不同屬 plant reoviruses 之核酸遺傳基因段(genome segments)在電泳凝膠之移動位置。phytoreoviruses, fijiviruses及 RRSV (含ERSV)之核酸遺傳基因段在電泳凝膠上之移動位置明顯被分成三個類型[11,27]。

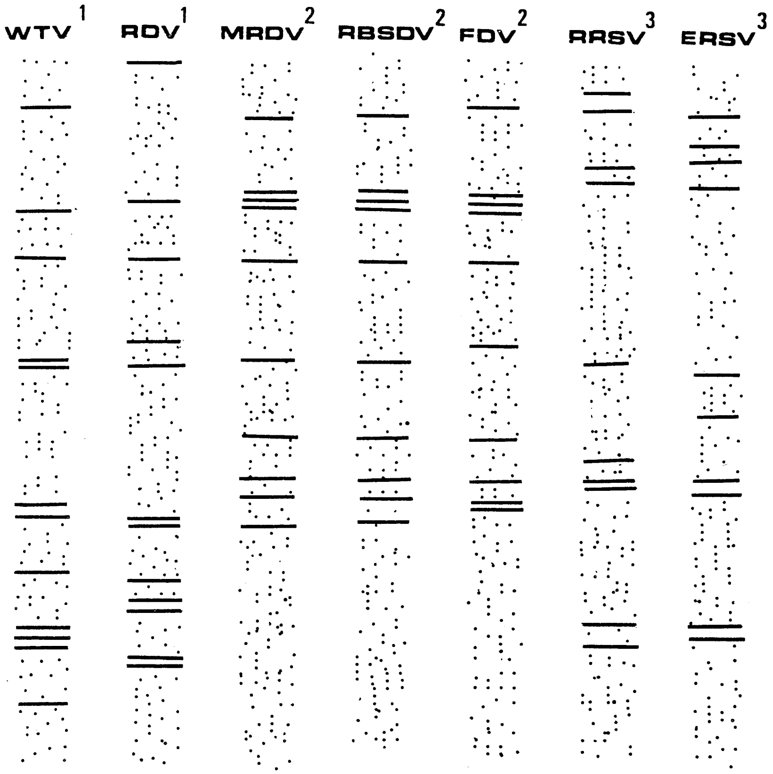
核蛋白

利用12% polyacrylamide gel 電泳分離 RRSV 病毒蛋白鞘之多胜肽(polypeptide)計得五種主要核蛋白，其分子量分別爲 129×10^3，123×10^3，63×10^3，50×10^3 及 35×10^3 daltons 及二種次要核蛋白 113×10^3 及 88×10^3 daltons[11]。其中 129×10^3，123×10^3 及 63×10^3 daltons 蛋白可能與 Hagiwara et al.[14] 所測得之 145×10^3，137×10^3及 72×10^3 daltons 核蛋白相同，而被認爲是構成病毒中核(viral core) 之蛋白，而 50×10^3 及 50×10^3 daltons 之蛋白可能與 Hagiwara et al.[14]所報告之 47×10^3 及 36×10^3 daltons 蛋白相同而被認爲是構成病毒粒子之突起(spikes)的蛋白。相同電泳膠片 ERSV 分離到四種主要蛋白即 127×10^3，123



圖一、水稻皺縮矮化病毒及稗草皺縮矮化病毒之核酸電泳圖
R:水稻皺縮矮化病毒， E:稗草皺縮矮化病毒
W:標誌核酸 wound tumor virus
* 引用自 Chen et al.(11)

Fig. 1. Electrophoresis of double-stranded RNAs of ERSV, RRSV and WTV in polyacrylamide gel. ERSV (lane E), RRSV (lane R) and WTV (lane W) in a 10% gel.



圖二、Plant reoviruses 之核酸基因段電泳移動位置圖比較
*1. phytoreovirus, 2. fijivirus, 3. 分類地位未定病毒

Fig. 2. Sizes of the individual double-stranded RNA genomes of the genera phytoreovirus, fijivirus. WTV. wound tumor virus; RDV. rice dwarf virus; MRDV. maize rough dwarf virus: RBSDV. rice black-streaked dwarf virus: FDV. fiji disease virus: RRSV. rice ragged stunt virus: ERSV. Echinochloa ragged stunt virus.

表一、水稻皺縮矮化病毒及稗草皺縮矮化病毒之估算核酸分子量

Table 1. Approximate molecular sizes of double-stranded RNAs of ERSV and RRSV determined by using WTV RNAs as markers.

基因段	分子量 ($\times 10^6$ daltons)		
	ERSV	RRSV	WTV
1	2.80	2.98	2.90
2	2.75	2.89	2.48
3	2.65	2.66	2.25
4	2.55	2.60	1.80
5	1.75	1.79	1.80
6	1.58	1.40	1.20
7	1.31	1.31	1.15
8	1.25	1.28	0.90
9	0.64	0.64	0.63
10	0.61	0.60	0.61
11	-	-	0.60
12	-	-	0.35
總合	17.89	18.15	16.67

*引用自 Chen et al.(11)

$\times 10^3$，63×10^3，及 34×10^3 daltons 及三種次要蛋白 103×10^3，50×10^3 及 49×10^3 daltons 。以上結果證明構成 ERSV 及 RRSV 病毒粒子之核蛋白多胜肽分子量有部份種類相近似。

血清學性質

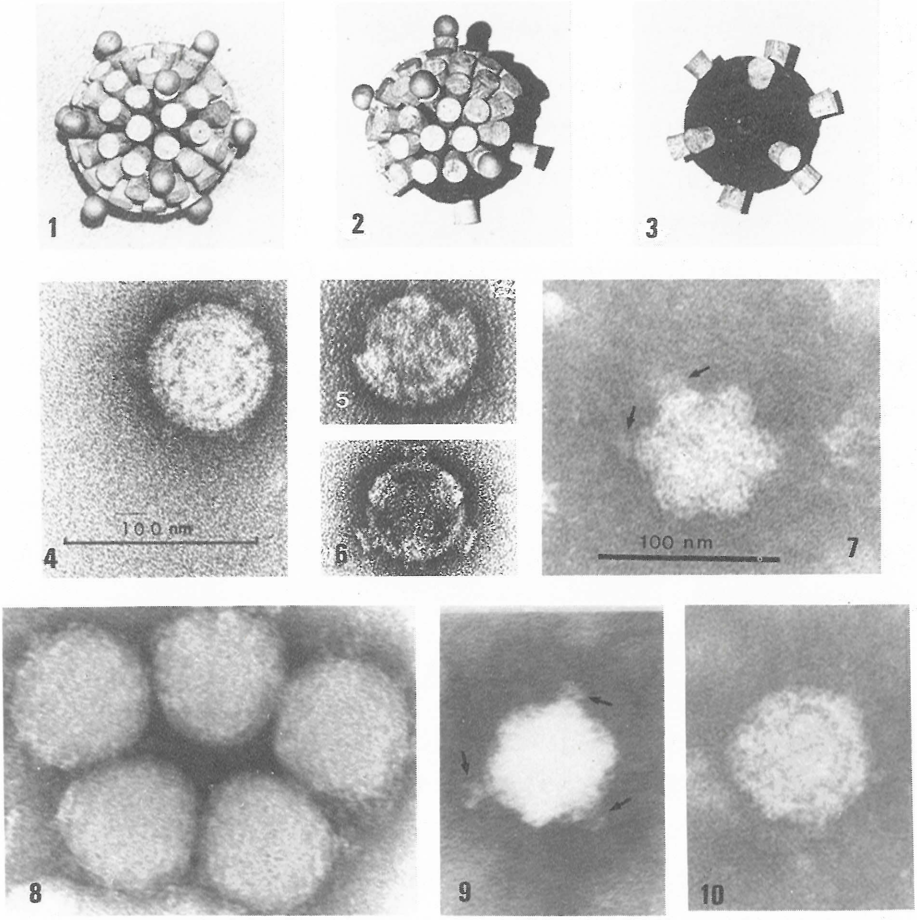
ERSV及RRSV是屬於免疫力較弱的一類病毒。利用電子顯微鏡免疫修飾法(Electron microscope decoration test)、免疫電顯標金法(Electron microscope gold label method) 或 immunosorbent electron microscopy 等實驗觀察結果均顯示 RRSV 抗原與 ERSV 抗血清間具有免疫反應，而 ERSV 抗原與 fiji disease virus, maize rough dwarf virus，rice black-streaked dwarf virus 或 oat sterile dwarf virus 抗血淸間則無免疫反應(2,29)(陳慶忠未發表資料，Milne 私人通訊)。利用酵素聯結法(Enzyme-linked immunosorbent assay, ELISA) 及西方氏法(Westerner blot) 亦均證實 ERSV 與 RRSV 間具有血淸類緣關係，而與 fijiviruses 則無(陳慶忠未發表資料)。值得一提的是以 ELISA 方法鑑定前述病毒間之血淸關係時，原本

利用 Direct ELISA 檢定反應均極微弱，當改用 Indirect ELISA 方法測定時以 ERSV 或 RRSV 抗血清分別與 ERSV 或 RRSV 抗原交互進行實驗結果，免疫反應極強，敏感度比前者增加在 100 倍以上。此種方法在 ERSV 及 RRSV 血清學鑑定時值得採用。

六、電子顯微鏡觀察

典型之 fijivirus genus 病毒的外部形態，舉 maize rough dwarf virus (MRDV) 爲例說明[22,26,27]。MRDV 以 UA (uranyl acetate) 陰染在電子顯微鏡下可觀察到直徑約 65 nm 之球形粒子，具雙層核蛋白鞘 (Double shelled capsid)，同樣標本以 PTA (phosphotungstic acid)陰染之粒子略大，直徑約70～75nm。完整病毒粒子的外表可觀察到呈棍棒狀之突起稱 A-spikes (圖三-4)，以 UA 及 PTA 染色在電顯下觀察之長度分別爲 11 及 16 nm。正面檢視時通常可觀察到 4或 6個突起在對稱的位置上，此類病毒的表體是呈 3或 5倍對稱軸模型之 20 面體構造(圖三-1)[12,27]。B-spikes 附著在內鞘(inner capsid) 而伸入外層蛋白鞘中，A-spikes 附著在外層蛋白鞘上，B-spikes 與 A-spikes 相銜接(圖三-1,2,3)。雙層核蛋白鞘脫落後之粒子稱爲中核(core)，直徑約 40～45 nm (UA)，外表光滑，缺明顯之構造。Milne et al.[26]推算 MRDV 外表具 92 子粒 (capsomers)(圖三-1)。

有關 RRSV 的外部形態，最早是 Milne[24]利用 UA 陰染方法於電顯下觀察到具 B-spikes 的亞粒子 (subviral particle) 構造。病毒粒子之中核 (core) 直徑 40～45 nm，純化之樣品，中核外常含一層染色較深之薄鞘，此類粒子直徑約 51 nm。含內層蛋白鞘及 B-spikes 之亞粒子，直徑約 65～70 nm；B-spikes 長 7 nm，呈圓錐柱狀，頂部 12 nm，底部 16～18 nm。除 B-spikes 的底部較 fijiviruses 寬外，RRSV 粒子構造與 fijiviruses 之亞粒子構造相似。但 Hibino[17]在 RRSV 帶毒媒介昆蟲組織超薄切片時，觀察到直徑約 70 nm 之類似 fijiviruses 完整病毒粒子。有關 RRSV 形態的研究報告達五篇之多[10,14,17,19,24]，他們都利用 UA 陰染方法在電顯下觀察，一致認爲 RRSV 的病毒爲亞粒子，缺少典型 fijiviruses 之核蛋白外鞘及 A-spikes 構造。最近筆者以 PTA 陰染方法，在電顯下偶而觀察到直徑約 75～80 nm 之完整病毒粒子及 A-spikes突起 (圖三-7，8)，證據顯示 RRSV 似具有 fijiviruses 典型之外部形態構造，推測其蛋白外鞘以及 A-spikes 構造可能在標本製作染色過程中易遭化學藥劑等之影響而破壞。取罹病水稻葉片葉緣缺刻或呈白色之葉片部位行超薄切片在電顯下可發現直徑 50～66 nm 或 40 nm 之粒子分佈於韌皮細胞內之 viroplasm(內含體)。在帶毒媒介昆蟲體內之器官或組織包括唾腺、前腸、中腸、後腸、馬氏管、脂肪體、腦、複眼、皮膚、貯精囊及肌肉等，均可發現直徑 40～45 nm 或 50～75 nm 兩類球形病毒粒子呈聚積或分散或結晶狀排列存在於細胞質內之 viroplasm 中，病毒粒子亦有排列分佈於管鞘構造內者[2,10]。



圖三、Maize rough dwarf virus 之模型圖 (1-3)，MRDV 陰染電顯圖 (4-6) (引用自 Shikata [32])，水稻皺縮矮化病毒 (7-8)及稗草皺縮矮化病毒 (9-10)。

Fig. 3. Models of maize rough dwarf virus particles (1-3) and their negatively stained (4-6) (cited from Shikata [32]) , RRSV (7-8) and ERSV (9-10).

說明: 1. MRDV 病毒粒子之模型，假設其外型具有 92子粒 (capsomeres) 之 20面體構造。
2. 外層蛋白鞘部份脫落之模型。
3. 內層蛋白鞘保留有 B-spikes 突起。
4. 完整病毒粒子，具 A-spikes (UA) 與模型 1 比較。
5. 部份外層蛋白鞘脫落 (UA) 與模型 2 比較。
6. 內層蛋白鞘與 B-spikes 突起 (UA) 與模型 3 比較。圖4-6放大倍數相同。
7. RRSV 含 A-spikes 之亞粒子 (PTA) (箭頭爲 A-spikes)。
8. RRSV 之完整病毒粒子，直徑約 80 nm (PTA)。
9. ERSV 具 A-spikes 之亞粒子 (PTA) (箭頭爲 A-spikes)。
10. ERSV 具雙層核蛋白，直徑約 80 nm (PTA)。 圖7-10放大倍數相同。

ERSV 以 PTA 陰染在電顯下可觀察到類似 fijiviruses 之外部形態構造。完整粒子呈球形，直徑約 80 nm，具雙層核蛋白及 A-spikes 構造(圖三- 9,10)。不具外層核蛋白的亞粒子爲20面體之球形構造，頂與頂間之距離約 70 nm。一般純化或陰染之病毒粒子都呈球形， 其外層核蛋白顯然受到破壞，內層亦部份受到破壞 ，此種粒子直徑約 55～58 nm。內外層核蛋白均遭破壞的中核，直徑約 40～45nm。偶亦可觀察到中核附著 B-spikes 的病毒粒子。取葉脈腫大或葉緣呈白色之組織行超薄切片在電顯下可發現病毒粒子排列圍繞葉綠體周圍或大量充滿於細胞質中。在韌皮細胞內可發現直徑 55～70 nm 之病毒粒子，這些病毒粒子常呈規則或不規則狀堆積排列在 viroplasm 中。帶毒昆蟲體內之器官或組織包括唾腺、前腸、胃盲囊、馬氏管、後腸、脂肪體、腦、複眼等超薄切片在電顯下均可發現直徑 40～45 nm 及 50～80 nm 兩類病毒粒子，這些粒子通常聚積或分散於 viroplasm 中，亦有分佈於 viroplasm 周圍或細胞質中者[2,10]。

綜合前述研究結果，ERSV 與 RRSV 的外部形態構造除後者之 B-spikes 呈圓錐柱形即底部較頂部寬外，兩種病毒之外形構造及在其寄主植物或寄主媒介昆蟲体組織或器官內之分佈情形相類似。

七、結　語

就病徵、寄主植物、媒介昆蟲種類及昆蟲傳播特性的觀點，水稻皺縮矮化病與稗草皺縮矮化病是極近似的兩種病害。在病毒性質方面，ERSV 具有典型 fijiviruses 外部形態構造即具雙層核蛋白，其內、外層分別附有 B- 及 A-spikes 突起構造。雖然過去利用陰染方法在電顯下觀察結果一致指出 RRSV 不具核蛋白外鞘構造[10,14,19,24]，惟筆者最近利用 PTA 陰染方法在電顯下可觀察到直徑約 75～80 nm 之完整病毒粒子及 A-spikes 構造，其形態與 ERSV 相似。RRSV 及 ERSV 的遺傳基因組同具 10 條遺傳基因段，分子量相近，分別爲 18.15×10^6 daltons 及17.89×10^6 daltons，各基因段在電泳膠片移動位置之排列模式相似，且顯然不同於 phytoreoviruses 及 fijiviruses 而另成一種類型[12,27](圖二)。RRSV 與 ERSV 間具有血清類緣關係而兩種病毒與 fijiviruses 均無血清免疫反應。已有之研究結果顯示 RRSV 與 ERSV 爲二相近似但不相同的病毒(表二)。

晚近 Boccordo and Milne[8]將 Plant reoviruse 分類成三屬(genera)即 phytoreovirus，fijivirus 及 rice ragged stunt virus。 RRSV 單獨成立一屬的理由，隨新的研究證據的闡明而改變。 最早 Boccardo and Milne[7,24] 根據其電泳分離 RRSV 核酸具有 8 條遺傳基因段及電顯觀察 RRSV 不具核蛋白外鞘而建議將之單獨成立爲 plant reovirus 之第三屬。隨後發現 RRSV 及 fijiviruses 同具有 10 條遺傳基因段，但核酸分子量較小且各基因段在電泳膠片上之移動排列自成一型，而做爲 RRSV 獨立成一屬的理由[8]。筆者最近利用 PTA 陰染 RRSV 罹病葉片之粗汁液在電子顯微鏡觀

表二、水稻皺縮矮化病及稗草皺縮矮化病之主要特性比較

Table 2. Comparison of the main characteristics of rice ragged stunt and Echinochloa ragged stunt

病毒	媒介昆蟲	自然寄主植物	病毒大小	核酸基因段數目	核酸分子量 ($\times 10^6$ daltons)
RRSV	褐飛蝨 *Nilaparvata lugens*	水稻、野生稻	80 nm	10	18.15
ERSV	擬白背飛蝨 *Sogatella vibix*	稗草、小米、小麥	75-80 nm	10	17.89

察發現 RRSV 具有與 fijiviruse 相似之外部形態構造。迄至目前之研究資料顯示在分類上 RRSV 與 ERSV 應可歸類在同一類。究竟 RRSV 與 ERSV 在 plant reoviruses 中應分類在第三屬或因爲它具有 10 條遺傳基因段、病毒外部形態、病徵、寄主植物、媒介昆蟲種類及傳播型式均與 fijiviruses 相似，但與 fijivirus 之三個血清群(serological groups) 之病毒均無血清類緣關係[2,29]，而將 RRSV 與 ERSV 分類在 plant reovirus 第二屬即 fijivirus 而另外成立一個血清群，何者較爲合理，值得進一步商榷。

八、參考文獻

1. 周廷光、仙北俊弘、四方英四郎 1979 水稻皺縮矮化病毒生體外之安定性。 植保會刊 21: 226-232。
2. 陳慶忠 1985 稗草皺縮矮化病及其與水稻皺縮矮化病之比較研究。 國立中興大學博士論文。150pp.
3. 陳慶忠、邱人璋 1981 皺縮矮化病及其對水稻生育之影響。植保會刊 23: 67-75。
4. 陳慶忠、邱人璋、陳脉紀、王玉沙、柯文華 1980 台灣稗草皺縮矮化病之研究。植保會刊 22: 425-426 (摘要)。
5. 陳慶忠、柯文華、邱人璋 1979 台灣水稻新毒素病一皺縮矮化病。 植保會刊 21 : 447 (摘要)。
6. Asehe, M. and Wilson, M. R. 1990. The delphacid genus *Sogatella* and related groups: a revison with spceial reference to rice-associated spe-

cies (Homoptera: Fulgoroidea) Syst. Ent. 15:1-42.

7. Boccardo, G. and Milne, R.G. 1980. Electrophoretic fractionation of the double-stranded RNA genome of rice ragged stunt virus. Intervirology 14: 57-60.
8. Boccardo, G. and Milne, R.G. 1984. Plant reovirus group. *In* Descriptions of Plant Viruses. (Gibbs, A. J., Harrison, B.D., Murant, A.F.,eds.), No. 294, P. 1-7. Commonw. Agric. Bur. and Assoc. Appl. Biol. Kew, England.
9. Chen, C.C., Chen, M.J. and Chiu, R. J. 1986. Echinochloa ragged stunt: symptomatology, host range and transmission. Plant. Prot. Bull. 28: 371-381.
10. Chen, C.C., Chen, M.J., Chiu, R.J. and Hsu, H. T. 1989. Morphological comparisons of Echinochloa ragged stunt and rice ragged stunt viruses by electron microscopy. Phytopathology 79:235-241.
11. Chen, C.C., Hsu, Y.H. Chen, M.J., and Chiu, R.J. 1989. The capsid protein and nucleic acid comparisons of Echinochloa ragged stunt and rice ragged stunt viruses. Intervirology 30:278-284.
12. Francki, R.I.B., Milne R.G. and Hatta, T. 1985. Atlas of plant viruses. Vol. 1, CRC Press, Florida.
13. Ghosh, A. and John, V.T. 1980. Rice ragged stunt virus disease in India. Plant Disease 64: 1032-1033.
14. Hagiwara, K., Minobe, Y. and Nozu, Y. 1986. Component proteins and structure of rice ragged stunt virus. J. Gen. Virol. 67: 1751-1755.
15. Hibino, H. 1979. Rice ragged stunt, a new virus disease occurring in tropical Asia. Rev. Plant Prot. Res. 12: 98-110.
16. Hibino, H., Kimura, I., Morinaka, T., Putta, M., Chettanachit, D., Parejarearn, A. Patirupanusara, and Disthaporn, S. 1986. Rice ragged stunt virus. Tech. Bull. Trop. Agric. Res. Center, Japan No. 21:14-33.
17. Hibino, H., Saleth, N. and Roechan, M. 1979. Reovirus-like particles associated with rice ragged stunt diseased rice and insect vector cells. Ann. Phytopathol Soc. Japan 45: 228-239.
18. Hibino, H., Roechan, M., Sudarisman, S. and Tantera, D. M. 1977. A virus disease of rice (Kerdil hampa) transmitted by brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stal, in Indonesia. Contr. Centr. Res. Inst. Agric. Bogor, 35: 15 pp.

19. Kawano, S., Uyeda, I. and Shikata, E. 1984. Particle structure and double-stranded RNA of rice ragged stunt virus. J. Fac. Agric. Hokkaido Univ. 61: 408-418.

20. Ling, K.C., Tiongco, E. R. and Aguiero, V. M. 1978. Rice ragged stunt, a new virus disease. Plant Dis. Rep. 62: 701-705.

21. Ling, K.C., Tiongco, E. R. Aguiero, V. M. and Cabauaton, P.Q. 1978. Rice ragged stunt disease in the Philippines. IRRI Res. Paper Series No. 16, 25 pp.

22. Lovisolo, O. 1971. Maize rough dwarf virus. *In* Descriptions of Plant Viruses (Gibbs, A. J., Harrison, B. D. and Murant, A. F. eds.), No. 72, p.1-4. Commonw. Agric. Bur. and Assoc. Appl. Biol. Kew, England.

23. Matthews, R. E. F. 1979. Classification and nomenclature of viruses. Intervirology 12:132-296.

24. Milne, R. G. 1980 Does rice ragged stunt virus lack the typical double shell of the reoviridae? Intervirology 14: 331-336.

25. Milne, R. G. Boccardo, G., and Ling, K.C. 1982 Rice ragged stunt virus. *In* Descriptions of Plant Viruses. (Gibbs, A. J., Harrison, B. D. and Murant, A. F. eds.),No.248, p.1-5. Commonw. Agric. Bur. and Assoc. Appl. Biol., Kew, England.

26. Milne, R.G. Conti, M., and Lisa, V. 1973. Partial purification, structure and infectivity of complete maize rough dwarf virus particles. Virology 53:130-141.

27. Milne, R.G. and Lovisolo, O. 1977. Maize rough dwarf and related viruses. Adv. Virus Res. 21: 267-341.

28. Milne, R.G. and Luisoni, E. 1977. Serological relationship among maize rough dwarf-like viruses. Virology 80: 12-20.

29. Milne, R.G., Luisoni E. and Ling, K.C. 1979. Preparation and use of an antiserum to rice ragged stunt virus subviral particles. Plant Dis. Rep. 63:445-448.

30. Morinaka, T., Putta, M., Chettanachit, D., Parejarearn, A. and Disthaporn, S. 1983. Transmission of rice ragged stunt disease in Thailand. JARQ 17:138-144.

31. Omura, T., Minobe,Y., Kimura, I., Hibino, H., Tsuchizaki, T. and Saito, Y. 1983. Improved purification procedure and RNA segments of rice ragged

stunt virus. Ann. Phytopathol. Soc. Japan 49:670-675.

32. Shikata, E. 1977. Plant reovirus group. *In* The Atlas of Insect and Plant Viruses, Chapter 24 (Maramorosch, K. ed.), Academic Press, New York.